

УДК 576.895.421

**ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТИ ЦИКЛА РАЗВИТИЯ
ТАЕЖНОГО КЛЕЩА В ХВОЙНО-ШИРОКОЛИСТВЕННЫХ ЛЕСАХ
УДМУРТИИ**

© Ю. С. Коротков

Институт полиомиелита и вирусных энцефалитов им. М. П. Чумакова РАМН
п/о Институт полиомиелита, Ленинский р-н, Московская обл., 142782
E-mail: dbe_dbt@mail.ru
Поступила 26.06.2007

Установлено, что в обследуемом районе сезонные когорты голодных взрослых клещей *Ixodes persulcatus* состоят (по средним многолетним значениям) из особей, прошедших 3-, 4- и 5-летний цикл развития в соотношении 72.6, 25.4 и 2.0 %. Такое соотношение устанавливается, если 91.7 % личинок и 79.9 % нимф развивается без диапаузы, а 8.3 % личинок и 20.1 % нимф проходят развитие с диапаузой. Средняя продолжительность поколения составляет 3.3 года при колебаниях в отдельные годы в пределах 3.15–3.36 года.

Оценка средней продолжительности развития таежного клеща *Ixodes persulcatus* Schulze, 1930 является составной частью популяционных исследований одного из основных переносчиков возбудителей клещевого энцефалита, Лайм-боррелиоза и других клещевых инфекций. Такая оценка строится на точном знании сроков детерминации морфогенетической диапаузы личинок и нимф, динамике их сезонного прокормления, выживания и смертности (Сердюкова, 1948; Бабенко, Рубина, 1968; Белозеров, 1968; Наумов, 1975; Коротков, 1985; Балашов, 1998, и др.). В полный анализ иногда включают данные по динамике прокормления самок и ходу яйцекладки, которые имеют значение для понимания демографической структуры популяций, однако на большей части ареала таежного клеща мало влияют на общую продолжительность его цикла. Это обусловлено тем, что развитие от напитавшейся самки до вылупления голодных личинок происходит в условиях Удмуртии всегда в течение одного сезона. Яйца, из которых не успели вылупиться личинки, погибают во время зимовки. Личинки зимуют в голодном состоянии и становятся активными только весной следующего года (Коротков, 2004).

Без участия морфогенетической диапаузы личинок и нимф весь цикл развития таежного клеща от оплодотворенной самки предшествующего поколения до самки нового поколения, способной к оплодотворению, занимает 3 года. Если развитие проходит с одной диапаузой на фазе сытой личинки или сытой нимфы, то цикл увеличивается до 4 лет. В случае диапау-

зы на каждой из этих фаз развития он продолжается 5 лет (Таежный..., 1985). В условиях Предуралья нами не было отмечено случаев повторной диапаузы ни на одной из фаз и, следовательно, здесь цикл развития во все годы наблюдений не превышал 5 лет (Коротков, 2004). Повторную диапаузу нимф мы наблюдали только в условиях долинных темнохвойных лесов Красноярского края (Коротков, Кисленко, 2001). В литературе помимо 3–5-летних циклов развития довольно часто упоминаются 2- и 6-летний циклы (Мишин, 1956; Моисеенко, 1957, и др.). Анализ этих данных показывает, что в отдельных случаях за продолжительность поколения принимают время необходимое для развития клеща от яйцекладущей самки до взрослой особи нового поколения, появляющейся обычно к осени 2-го сезона. При этом не учитывают того обстоятельства, что появившиеся в это время клещи станут активными и способными к оплодотворению и яйцекладке только весной—летом следующего (3-го) сезона. Реализация 6-летнего цикла в природе была отмечена только однажды в Красноярском крае (Коротков, Кисленко, 2002). Указание других авторов на 6-летние или даже 7-летние циклы носят гипотетический характер. Иногда представление о 6-летнем цикле возникает из-за неверного восприятия 5-летнего. Это происходит в тех случаях, когда сезон, с которого отсчитывают продолжительность нового поколения, представляют как первый, а не нулевой или п-й.

В настоящей работе исследуется изменчивость цикла развития таежного клеща в хвойно-широколиственных лесах Удмуртии и проводится оценка абсолютного возраста сезонных гемипопуляций имаго (голодных половозрелых клещей). Выполнению данной работы предшествовало изучение сроков детерминации морфогенетической диапаузы у напитавшихся личинок и нимф и пределов их изменчивости (Коротков, Кисленко, 1991, 1995). Была исследована абсолютная численность клещей и ее изменение по ходу онтогенеза и в реальном времени (Коротков, 2004).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Настоящее исследование опирается на частично опубликованные нами материалы, оценивающие демографическую структуру популяции таежного клеща в Удмуртии (Коротков, 2004). В исследование включены также архивные материалы Удмуртской республиканской СЭС за 1957–1986 гг. и материалы собственных исследований, проведенных в 1983–1985 гг. Весь материал собран на стационаре, который расположен в 18 км западнее г. Ижевска (56.9° с. ш. и 53.1° в. д.) на волнистой равнине, покрытой спелым хвойно-широколиственным лесом. Под его пологом хорошо развит подлесок и травяной покров. Из лиственных пород в древостое доминирует липа (Елесина, 1969; Коротков, 2004).

Реконструкцию жизненного цикла приводили по нашей схеме (Коротков, 1985, 2004), учитываяющей более широкий круг демографических параметров, чем тот, который приводится в книге Таежный... (1985). При любом подходе к оценке продолжительности цикла развития необходимо иметь данные о сроках детерминации морфогенетической диапаузы напитавшихся личинок и нимф, а также данные о ходе сезонного прокормления. Это минимальный набор материала, необходимый для оценки доли перелинявших и диапаузирующих личинок и нимф из числа всех прокормленных в текущем сезоне и оценки доли особей, проходящих развитие по определенному циклу развития. Обозначим долю клещей, проходящих 3-, 4- и 5-летний

циклы, как Р3, Р4 и Р5. Величина Р4 получается путем суммирования доли клещей, прошедших развитие с диапаузой только на фазе личинки (Р4-Л) или только на фазе нимфы (Р4-Н). Переход к оценке средней продолжительности поколения производится через промежуточную величину. Обозначим ее символом Q. Она рассчитывается как произведение Р3, Р4 и Р5 на 3, 4 и 5 ($Q_3 = P_3 \times 3$ и т. д.). Средняя продолжительность поколения ТГ (time of generation) рассчитывается как сумма трех Q: $TG = Q_3 + Q_4 + Q_5$ (Коротков, 1985).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Доля личинок, линяющих на нимф в год, когда произошло питание, абсолютно доминирует среди всех особей прокормленных в течение сезона. В среднем она составляет 91.7 % и колеблется по годам в пределах 77.9—97.3 % (табл. 1). Средняя доля диапаузирующих личинок составляет 8.3 %. Следует иметь в виду, что приведенные в таблице данные, взяты из демографической таблицы, опубликованной нами ранее, в которой уже были учтены смертность клещей по ходу метаморфоза и, следовательно, это та доля личинок или нимф, которая доживает до следующей стадии развития. Доля нимф, линяющих на имаго в сезон прокормления, несколько ниже, чем у личинок, и составляет в среднем 79.9 %. Годовые колебания находятся в пределах 66.8—92.6 %. Число нимф, уходящих в диапаузу, примерно

Таблица 1

Изменение доли сытых личинок и нимф, развивающихся с диапаузой или без нее
Table 1. Change of the rate of engorged larvae and nymphs developing with diapause or without diapause

№ п/п	Годы наблюдений (n)	Личинки в сезон (n + 1)		Нимфы в сезон (n + 2)	
		Перелиняли в сезон n + 1	Перелиняли в сезон n + 2	Перелиняли в сезон n + 2	Перелиняли в сезон n + 3
1	1958	0.9410	0.0590	—	—
2	1959	0.9731	0.0269	0.7645	0.2355
3	1960	0.9552	0.0448	0.8312	0.1688
4	1961	0.7788	0.2211	0.6678	0.3322
5	1962	0.9364	0.0636	0.7656	0.2344
6	1963	0.8625	0.1375	0.9261	0.0739
7	1964	—	—	0.9026	0.0974
8	1967	0.9503	0.0427	—	—
9	1968	0.9657	0.0343	0.8631	0.1369
10	1969	0.9291	0.0709	0.9175	0.0825
11	1970	0.9006	0.0994	0.7382	0.2618
12	1971	0.8311	0.1689	0.7114	0.2886
13	1972	0.9137	0.0863	0.8364	0.1636
14	1973	0.9551	0.0449	0.7809	0.2191
15	1974	0.9454	0.0546	0.7339	0.2661
M±SE		0.917±0.015	0.083±0.015	0.799±0.022	0.201±0.022

Примечание. За сезон «п» принимается год откладки яиц и вылупления голодных личинок; прочерк — отсутствующие данные.

Таблица 2
Динамика изменения продолжительности цикла развития таежного клеща
Table 2. Dynamics of the life cycle duration in taiga tick

P3	P4-N	P4-L	P4-S	P5	Q3	Q4	Q5	TG
0.7439	0.2292	0.0210	0.2497	0.0006	2.2318	0.9989	0.0317	3.26
0.7939	0.1612	0.0372	0.1985	0.0076	2.3816	0.7939	0.0378	3.21
0.5201	0.2587	0.1476	0.4064	0.073	1.5602	1.6254	0.3672	3.55
0.7075	0.2195	0.0481	0.2675	0.0149	2.1226	1.0702	0.0745	3.27
0.7988	0.0637	0.1273	0.1911	0.0102	2.3962	0.7643	0.0508	3.21
0.8335	0.1322	0.0296	0.1618	0.0047	2.5005	0.6472	0.0235	3.17
0.8524	0.0766	0.0650	0.1417	0.0058	2.5573	0.5668	0.0292	3.15
0.6648	0.2358	0.0734	0.3091	0.0260	1.9945	1.2366	0.1301	3.36
0.5912	0.2398	0.1201	0.3600	0.0487	1.7737	1.4400	0.2437	3.56
0.7642	0.1495	0.0722	0.2217	0.0141	2.2927	0.8866	0.0706	3.25
0.7458	0.2093	0.0351	0.2443	0.0098	2.2375	0.9773	0.0492	3.26
0.6938	0.2516	0.0401	0.2916	0.0145	2.0815	1.1666	0.0726	3.32
0.7258	0.1856	0.0680	0.2536	0.0197	2.1775	1.0145	0.0984	3.29

При **мечани**е. Расчетные и оценочные параметры: P3—P5 — доля голодных имаго в сезонных гемипуляциях, развивавшихся по 3-, 4- и 5-летнему циклу (P4-N — с диапаузой на стадии нимфы, P4-L — с диапаузой на стадии личинки, P4-S — суммарная доля клещей, развивавшихся по 4-летнему циклу); Q3—Q5 — вспомогательные параметры для расчета средней продолжительности поколения (TG); в нижней строке — средние значения.

на 12 % превышает число диапаузирующих личинок и составляет в среднем 20.1 %.

В условиях хвойно-широколиственных лесов Удмуртии преобладает 3-летний цикл развития клещей (табл. 2). По этому типу развивается в среднем 72.6 % всех клещей, достигающих половозрелой фазы. В отдельные годы доля таких клещей может достигать 85.2 % и снижаться до 52 %. По 4-летнему циклу развивается в среднем 25.4 % особей. В отдельные годы эта величина колеблется в пределах 14.2—36.0 %. 5-летний цикл развития наблюдается примерно у 2 % клещей.

При сложившейся динамике онтогенетического развития таежного клеща в Удмуртии средняя расчетная продолжительность поколения составляет 3.29 года и колеблется в пределах 3.15—3.56 года.

ОБСУЖДЕНИЕ

В последнее время возрастает необходимость в справочных материалах по циклам развития переносчиков клещевых инфекций. Потребность в более точных знаниях о демографических процессах в популяциях переносчиков клещевых инфекций возросла, в частности, в связи с установленными или предполагаемыми фактами, указывающими на зависимость патогенности и вирулентности штаммов возбудителей клещевых инфекций от расы клещей по признаку сроков детерминации морфогенетической диапаузы (Коротков, 2005). Представленные нами данные восполняют пробел по циклам развития таежного клеща в Предуралье. Их обоснованность была проверена нами ранее (Коротков, 2004) по демографическим критериям изменений абсолютной численности клеща в ходе онтогенеза. Получаемые

при этом многослойные демографические таблицы высоко чувствительны даже к незначительным неточностям в оценке как численности, так и сроков наступления основных сезонных явлений. Подобные материалы, воспроизводящие результаты прецессионной оценки сроков детерминации диапаузы и абсолютных показателей прокормления личинок и нимф, в литературе отсутствуют. Опубликованные материалы разных авторов, основанные на приблизительных оценках сроков детерминации диапаузы и относительных показателях прокормления, отличаются чрезмерно высокой дисперсией как расчетных соотношений числа клещей, развивающихся с диапаузой или без нее, так и самих циклов развития клеща. Так, в Удмуртии А. Е. Мишин (1956) оценивает количество клещей, проходящих 3-летний цикл развития, всего в 33 %. При этом используемый автором относительный учет численности мелких млекопитающих дает не только заниженную оценку их участия в прокормлении личинок и нимф, но и ведет к существенному искажению пропорции клещей, прокормленных в первой или второй половине сезона. Это обусловлено тем, что по мере увеличения сезонной численности зверьков относительные показатели прокормления все более отстают в пропорциональном отношении от соответствующих абсолютных значений. Различия могут достигать 3–4-кратной величины (Коротков, 2004). Казалось бы, при недоучете клещей, прокармливаемых во второй половине лета, т. е. тех особей, которые уходят в диапаузу, расчетный цикл развития должен бы быть смещен в сторону увеличения доли клещей с 3-летним циклом. Очевидно, оценочные сроки детерминации личинок и нимф (по замечанию автора весьма приблизительные) были ошибочно смещены к началу весенне-летнего сезона.

Мы уделили особое внимание анализу литературных данных по срокам развития таежного клеща в Удмуртии, потому что они первые не только в Предуралье, но и одни из первых в России, а также потому, что представляют один из двух регионов, для которых позже в книге Таежный... (1985) была проведена оценка средней продолжительности поколения и, наконец, потому что в них нашли отражение многие методические недостатки, которые отразились и в ряде работ, опубликованных позже. Учитывая несовершенство применявшихся методов, следует признать, что предполагаемая ранее средняя продолжительность поколения таежного клеща в Удмуртии в 3.84 года, представленного особями, прошедшими 3-, 4- и 5-летний циклы развития в соотношении 33, 50 и 17 %, выглядит в свете современных представлений совершенно нереалистичной.

В соседней с Удмуртией Кировской обл. также проводили рекогносцировочное исследование сроков детерминации личинок и нимф таежного клеща и абсолютных показателей их прокормления (Жмаева, 1968; Тупикова и др., 1980). При многих недостатках применявшихся методов в ходе этого исследования представленные данные позволяют установить среднюю продолжительность поколения в этой области на основе нашей техники оценки сроков детерминации диапаузы и поправок, корректирующих ход сезонных показателей прокормления преимагинальных фаз развития клеща (Коротков, Кисленко, 1991; Коротков, 2004). Установлено, что средняя продолжительность поколения здесь составила 3.2 года, а сезонные гемипопуляции имаго состояли из особей, прошедших 3-, 4- и 5-летний циклы развития в соотношении 80.4, 18.8 и 0.8 %. Полученные расчетные данные мы считаем достаточно реалистичными и сравнимыми с данными, полученными нами в Удмуртии. Несколько более высокая доля особей, развивающихся по 3-летнему циклу в Кировской обл., нам представляется следстви-

ем ландшафтных особенностей сравниваемых стационаров. Если в Кировской обл. исследования проводили в основном в хорошо прогреваемых разновозрастных вырубках, то в Удмуртии — в спелом сомкнутом хвойно-широколиственном лесу. На более прогретых участках причиной повышенной доли напитавшихся личинок и нимф, проходящих развитие без диапаузы, становится ранняя активация и, как следствие, их массовое прокормление в первой половине лета. Сроки детерминации диапаузы напитавшихся личинок и нимф в сравниваемых регионах практически не различаются (Жмаева, 1969; Коротков, Кисленко, 1991; Коротков, 2005).

Таким образом, в лесах Волжско-Камского междуречья средняя продолжительность поколения таежного клеща составляет 3.2—3.3 года. Размах колебаний этой величины по годам находится в пределах 3.15—3.36 года. Такая продолжительность развития обусловлена определенным соотношением числа напитавшихся личинок и нимф, проходящих развитие с диапаузой или без нее. Средняя доля личинок и нимф, развивавшихся без диапаузы, составила соответственно 91.7 и 79.9 %, а с диапаузой — 8.3 и 20.1 %. Вероятностное соотношение числа особей имаго, прошедших 3-, 4- и 5-летний циклы развития, составляет в среднем 72.6, 25.4 и 2 %.

Список литературы

Бабенко Л. В., Рубина М. А. 1968. Закономерности развития таежного клеща в районе Кемчугского стационара. Вопросы эпидемиологии клещевого энцефалита и биологические закономерности в его природном очаге. М. 138—168.

Балашов Ю. С. 1998. Иксодовые клещи — паразиты и переносчики инфекций. СПб. 287 с.

Белозеров В. Н. 1968. Фотопериодическая регуляция сезонного развития иксодовых клещей. Фотопериодические адаптации у насекомых и клещей. Л. 100—128.

Елесина Ф. С. 1969. Сезонная активность таежных клещей в Удмуртии и прилежащих областях. Ижевск. 113—117.

Жмаева З. М. 1969. О развитии *Ixodes persulcatus* P. Sch. в европейских южно-таежных лесах. Клещевой энцефалит в Удмуртии и прилежащих областях. Ижевск. 118—141.

Коротков Ю. С. 1985. Регуляция скорости размножения и выживания таежного клеща в обработанных акарицидами очагах клещевого энцефалита. Антропогенное воздействие на условия существования природных очагов болезней человека. М. 130—140.

Коротков Ю. С. 2004. Методы оценки демографической структуры таежного клеща (Ixodidae) по результатам стационарных паразитологических наблюдений. Паразитология. 38 (6) : 492—502.

Коротков Ю. С. 2005. Постепенная изменчивость паразитарной системы клещевого энцефалита. Вопросы вирусологии. 50 (3) : 52—56.

Коротков Ю. С., Кисленко Г. С. 1991. Морфогенетическая диапауза таежного клеща и методы ее количественной оценки в условиях полевого эксперимента. Паразитология. 25 (6) : 494—503.

Коротков Ю. С., Кисленко Г. С. 1995. Соотношение светового и гигротермического факторов в детерминации морфогенетической диапаузы личинок и нимф таежного клеща на северо-западных отрогах Восточного Саяна. Паразитология. 29 (3) : 145—153.

Коротков Ю. С., Кисленко Г. С. 2001. Демографическая структура популяции таежного клеща (Ixodidae) в долинных темнохвойных лесах Кемчугского нагорья. Паразитология. 35 (4) : 265—274.

Коротков Ю. С., Кисленко Г. С. 2002. Причины колебаний демографической структуры таежного клеща (Ixodidae) в темнохвойно-лиственных лесах Кемчугского нагорья. Паразитология. 35 (5) : 345—355.

Мишин А. В. 1956. Сроки развития клеща *Ixodes persulcatus* P. Sch. в условиях Удмуртской АССР. Сб. автореф. и тезисов научных работ. Ижевск. 13—14.

Моисеенко Н. М. 1957. О жизненном цикле клеща *Ixodes persulcatus* в разных частях ареала. Вопросы географии Дальнего Востока. Хабаровск. 3 : 157—162.

Наумов Р. Л. 1975. Распространение клещей *Ixodes persulcatus* P. Sch. на северном склоне Западного Саяна и факторы, его определяющие. 3. Развитие личинок и нимф и состав клещей разных генераций в популяции имаго. Мед. паразитол. 1 : 10—15.

Сердюкова Г. В. 1948. Метод определения продолжительности цикла развития у клещей семейства Ixodidae. Паразитол. сб. Л. 10 : 41—50.

Таежный клещ *Ixodes persulcatus* Schulze (Acarina, Ixodidae). 1985 / Под ред. Н. А. Филипповой. Л. 416 с.

Тупикова Н. В., Суворова Л. Г., Коренберг Э. И. 1980. К оценке значения различных видов мелких млекопитающих в прокормлении личинок и нимф таежного клеща. Fauna и экология грызунов. М. 14 : 158—176.

VARIABILITY OF THE LIFE CYCLE DURATION IN THE TAIGA TICK
FROM MIXED CONIFEROUS-BROAD-LEAVED FORESTS
OF THE UDMURT REPUBLIC

Yu. S. Korotkov

Key words: *Ixodes persulcatus*, life cycle, Udmurtia.

SUMMARY

Seasonal cohorts of the unfed *Ixodes persulcatus* imago in the study area were found to consist of the ticks passed through three-, four-, and five-year life cycles, in the ratio 72.6, 26.4, and 2.0 % respectively, on the base of mean long-term values. Such ratio is established if 91.7 % of larvae and 79.9 % of nymphs develop without diapause, while the rest of larvae and nymphs develop with diapause. Mean duration of the tick generation is 3.3 years, with the fluctuations in certain of the years within the limits of 3.15—3.36 years.